

热带木质藤本的根压及其与系统发育和环境的关系*

王华芳^{1,2}, 杨石建³, 张教林^{1**}

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303; 2 中国科学院大学, 北京 100049;
3 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650201)

摘要: 木质藤本导管直径大, 容易发生气穴化, 根压可能在气穴化导管修复中发挥重要作用。通过在旱季和雨季监测 32 种木质藤本的根压, 分析了根压与系统发育、环境因子的关系。结果表明, 所有木质藤本均有根压, 最大根压范围 2~138 kPa。旱季有 72% 的木质藤本根压较小 (<15 kPa), 但能全天维持正压。根压日变化规律有 3 类。第 I 类: 旱季与雨季均有明显日间波动; 第 II 类: 旱季与雨季均没有明显日间波动; 第 III 类: 旱季与雨季只有一个季节有明显日间波动。根压种间差异大, 豆科与葡萄科的木质藤本具有较大根压, 表明系统发育对根压有一定的影响。根压对光合有效辐射有较好的响应, 但多数情况下根压与降雨、饱和蒸汽压差的关系不显著。环境因子对根压的影响还需要进一步研究。

关键词: 环境因子; 木质藤本; 根压; 系统发育; 热带雨林

中图分类号: Q 945.79

文献标志码: A

文章编号: 2095-0845(2015)06-751-09

Root Pressure of Tropical Lianas and Their Relationships with Phylogeny and Environments

WANG Hua-fang^{1,2}, YANG Shi-jian³, ZHANG Jiao-lin^{1**}

(1 *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China;*
2 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;* 3 *Kunming Institute of Botany,*
Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China)

Abstract: Lianas usually possess large vessels, which are vulnerable to cavitation. Root pressure may play an important role in embolism repair of vessels. However, little is known about the generality of root pressure in tropical lianas. To characterize root pressure of lianas in tropical rainforests, we used pressure transducers to measure root pressure in the rainy and dry seasons for a total of 32 lianas from 14 families common in Xishuangbanna. We further analyzed the associations of maximum root pressure with phylogeny and of transient root pressure with environmental factors. We found that all lianas we selected had root pressure, with maximum root pressure ranging from 2–138 kPa. In the dry season, about 72% (23 species) of the lianas had relatively low root pressure (<15 kPa) and maintained positive throughout the day. This may be important for water balance for roots and basal stems of lianas. There were three types of diurnal changes in liana root pressure. In Type I, root pressure had obvious diurnal variation in the dry and rainy seasons. In Type II, root pressure did not show obvious diurnal variation in the dry and rainy seasons. In Type III, either in the dry or in the rainy season, root pressure showed obvious diurnal variation. Root pressure varied substantially among lianas, with lianas from two families, Fabaceae and Vitaceae, usually having relatively higher root pressure, suggesting that phylogeny may influence root pressure. Transient root pressure closely responded to photosynthetically active radiation. In most cases, however, it was not related to rainfall and vapour pressure deficit.

* 基金项目: 国家自然科学基金 (31270453, 31470470)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: zjl@xtbg.org.cn

收稿日期: 2015-03-05, 2015-05-26 接受发表

作者简介: 王华芳 (1987-) 女, 硕士研究生, 主要从事热带雨林木质藤本水分关系研究。E-mail: wanghuafang@xtbg.org.cn

These results suggest that the associations of liana root pressure with environments need further investigation.

Key words: Environmental factor; Liana; Phylogeny; Root pressure; Tropical rainforest

木质藤本 (Lianas) 是一类不能直立、具有明显攀援习性的结构寄生植物类群。作为热带森林群落的一个重要组成成分, 木质藤本在热带森林生态系统中发挥重要作用 (Schnitzer 和 Bongers, 2011)。木质藤本占热带森林物种总数的 12% ~ 40%, 木本植物丰富度的 35%, 生物量的 2% ~ 4%。在某些干扰严重的地区, 木质藤本对生物量的贡献可高达 30% (Gerwing 和 Farias, 2000)。据报道, 随着全球气候变化特别是干旱加剧, 木质藤本的丰富度正在增加, 有可能对热带森林的更新、动态乃至整个生态系统碳平衡造成重要影响 (Schnitzer 等, 2014; Slot 等, 2014)。

木质藤本具有较大的导管 (Rosell 和 Olson, 2014), 使其具有较高的导水率 (Zhu 和 Cao, 2009), 但同时也导致木质藤本对于干旱引起的木质部导管的栓塞与气穴化很敏感 (Zhu 和 Cao, 2009)。在没有蒸腾拉力或蒸腾作用很弱的条件下, 根压被认为是很多植物修复气穴化导管的重要动力 (Wegner, 2014)。王福升等 (2011) 的研究发现, 矢竹 (*Pseudosasa japonica*) 的最大根压 (29 kPa) 能够将其木质部中的水柱推到 3.6 m, 而矢竹的植株平均高度仅为 3 m, 依靠根压就能修复整根竹子栓塞化的导管。Yang 等 (2012) 的研究发现, 夜间根压能够修复竹类叶片的栓塞化。Hao 等 (2013) 研究发现, 桦树 (*Betula papyrifera*) 的最大根压接近 200 kPa, 在其气穴化导管的修复中发挥重要作用。此外, 一些常见农作物如水稻 (Stiller 等, 2003)、甘蔗 (Meinzer 等, 1991)、玉米 (McCully 等, 1998) 等夜间产生的根压能够修复因强烈蒸腾或干旱胁迫导致的气穴化导管。上述研究均表明根压可能是植物修复木质部气穴化导管的重要机制之一。

目前对木质藤本根压的研究相对较少。Scholander 等 (1957) 报道了木质藤本具有正的根压。Putz (1983) 在研究委内瑞拉木质藤本的生物量时推测热带木质藤本的根压足以修复其导管栓塞化, 但这个假说至今没有得到很好验证。Ewers 等 (1997) 和 Fisher 等 (1997) 对美洲木质藤本根压的普查式研究是迄今 2 篇系统研究木质藤本根压的文

献。Ewers 等 (1997) 对巴拿马热带雨林 32 种藤本根压的研究发现, 29 种双子叶藤本中只有 3 种藤本有根压, 根压最大值为 64 kPa, 这个压力可以把水推到 6.4 m, 但这些藤本的高度常达 18 m。Ewers 等 (1997) 的研究不支持 Putz (1983) 的推测。Fisher 等 (1997) 于雨季对哥斯达黎加、墨西哥、美国佛罗里达的 109 种藤本植物的根压进行普查后发现, 61 种藤本具有根压, 多集中在葡萄科及豆科的木质藤本, 暗示根压的产生可能与系统发育有关。此外, 在菝葜属 (Cobb 等, 2007) 和省藤属 (Scholander 等, 1961) 中也有根压的报道。根据这些研究, 我们仍无法判断木质藤本是否普遍产生根压。

从单子叶植物如竹类根压的研究来看, 根压从傍晚开始上升, 夜间维持在较高的水平上, 白天蒸腾开始后根压立即降低 (Yang 等, 2012; Cao 等, 2012)。Fisher 等 (1997) 利用自制的微量压力计连续 5 天监测了 2 种葡萄科木质藤本的根压日变化规律后发现, 与其它植物类似, 根压在夜间达到最大值, 白天受蒸腾拉力的影响出现负值, 其中一种藤本连续两天维持正的根压, 另外一种藤本有时有根压, 有时没有根压产生, 即使在夜间也是如此。Cobb 等 (2007) 对菝葜属根压日变化的研究表明, 在萌芽前, 夜间几乎没有根压, 但白天产生根压, 且常在中午达到最大值; 一旦开始萌芽, 晚上或上午产生很强的正压。这些研究结果使我们需要深入了解根压的日变化规律及影响因素。

西双版纳是全球生物多样性的热点地区 (Myers 等, 2000), 木质藤本种类非常丰富 (朱华, 2011)。但是, 近年来随着人为干扰加剧, 西双版纳地区的原生植被遭大面积破坏, 导致森林片段化。根据我们的观察, 西双版纳地区大多数林缘和片段化的森林周围已被各种木质藤本侵占。此外, 该地区还有长达半年的旱季。研究表明, 干湿季越明显、干扰越大的森林越有利于维持木质藤本的多样性 (Schnitzer, 2005)。木质藤本如何适应干旱的机制仍不清楚, 迫切需要深入研究。本研究分别在旱季 (1-4 月) 和雨季 (5-10 月) 测定了西双版纳地区常见的 14 个科 32 种木质藤

本的根压，分析了木质藤本的最大根压与系统发育、瞬时根压与环境因子的关系，试图回答以下两个科学问题：(1) 西双版纳热带雨林木质藤本根压的动态变化有何规律？(2) 木质藤本的根压大小是否受系统发育与环境因子的影响？

1 材料与方法

1.1 研究区域自然概况

本研究在云南省西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇中国科学院西双版纳热带植物园 (21°41' N, 101°25' E,

海拔 570 m) 进行。研究地点位于热带北缘，年平均温度为 21.7 °C，最热月 (7 月) 平均气温为 25.7 °C，最冷月 (1 月) 平均气温为 16.0 °C；年降雨量为 1 560 mm，一年分为明显的雨季 (5–10 月) 和旱季 (11 月–次年 4 月)，其中雨季降水量占全年降水的 80% 以上。本研究于 2014 年旱季和雨季进行。

1.2 研究材料

本研究共选取生长于西双版纳热带植物园内的 14 个科 32 种木质藤本作为研究对象，其中旱季测定了 32 种，雨季测定了 23 种 (表 1)。所测木质藤本胸径范围 4.7~13.6 cm，均为达到林冠的成熟个体。

表 1 本研究测定的木质藤本
Table 1 Lianas measured in this study

种名 Species	科名 Family	胸径 DBH /cm	监测株数 Total individuals monitored	监测天数 Total days monitored	根压日变化类型 Diurnal patterns of root pressure
见血飞 <i>Caesalpinia cucullata</i>	豆科 Fabaceae	6.2	3	9	I
白花油麻藤 <i>Mucuna birdwoodiana</i>	豆科 Fabaceae	7.5	2	29	I
节毛乌敛莓 <i>Cayratia japonica</i> var. <i>mollis</i>	葡萄科 Vitaceae	6.4	3	10	I
扁担藤 <i>Tetrastigma planicaule</i>	葡萄科 Vitaceae	11.5	3	18	I
藤漆 <i>Pegia nitida</i>	漆树科 Anacardiaceae	6.0	1	1	II
匙羹藤 <i>Gymnema sylvestre</i>	夹竹桃科 Apocynaceae	6.8	1	3	II
照夜白 <i>Nyctocalos brunfelsiiflorum</i>	紫葳科 Bignoniaceae	5.5	1	9	II
灯油藤 <i>Celastrus paniculatus</i>	卫矛科 Celastraceae	4.7	3	16	II
二子扁蒴藤 <i>Pristimera arborea</i>	卫矛科 Celastraceae	10.3	1	7	II
阔叶风车子 <i>Combretum latifolium</i>	使君子科 Combretaceae	10.0	2	11	II
小花使君子 <i>Quisqualis conferta</i>	使君子科 Combretaceae	7.8	1	2	II
羽叶金合欢 <i>Acacia megaladena</i>	豆科 Fabaceae	12.1	4	22	II
粉被金合欢 <i>A. pruinescens</i>	豆科 Fabaceae	7.3	2	6	II
香花崖豆藤 <i>Callerya dielsiana</i> var. <i>solida</i>	豆科 Fabaceae	10.8	1	1	II
斜叶黄檀 <i>Dalbergia pinnata</i>	豆科 Fabaceae	6.0	4	5	II
槁藤 <i>Entada phaseoloides</i>	豆科 Fabaceae	13.6	1	4	II
厚果崖豆藤 <i>Millettia pachycarpa</i>	豆科 Fabaceae	12.3	1	2	II
买麻藤 <i>Gnetum pendulum</i>	买麻藤科 Gnetaceae	6.1	2	6	II
全缘刺果藤 <i>Byttneria integrifolia</i>	锦葵科 Malvaceae	7.9	3	8	II
粗毛刺果藤 <i>B. pilosa</i>	锦葵科 Malvaceae	6.7	1	1	II
构棘 <i>Maclura cochinchinensis</i>	桑科 Moraceae	6.5	2	11	II
清香藤 <i>Jasminum lanceolaria</i>	木犀科 Oleaceae	9.0	1	4	II
土蜜藤 <i>Bridelia stipolaris</i>	大戟科 Euphorbiaceae	8.0	2	5	II
小果叶下珠 <i>Phyllanthus reticulatus</i>	大戟科 Euphorbiaceae	5.0	1	7	II
平滑钩藤 <i>Uncaria laevigata</i>	茜草科 Rubiaceae	7.1	1	6	II
十字崖爬藤 <i>Tetrastigma cruciatum</i>	葡萄科 Vitaceae	6.6	1	4	II
猪腰豆 <i>Afgekia filipes</i>	豆科 Fabaceae	5.3	2	20	III
薄叶羊蹄甲 <i>Bauhinia glauca</i>	豆科 Fabaceae	8.7	4	23	III
多裂黄檀 <i>Dalbergia rimosa</i>	豆科 Fabaceae	5.7	2	21	III
爬藤榕 <i>Ficus sarmentosa</i>	桑科 Moraceae	6.1	4	11	III
翼核果 <i>Ventilago leiocarpa</i>	鼠李科 Rhamnaceae	8.0	6	20	III
富宁崖爬藤 <i>Tetrastigma funingense</i>	葡萄科 Vitaceae	7.1	4	25	III

注：种命名法参照中国植物志 (<http://foc.eflora.cn/>)，科名参照 APG III。根压的三种日变化类型见文中的描述

Notes: Nomenclature follows Flora of China (<http://foc.eflora.cn/>) and family names follow APG III (<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>). See detailed descriptions in the text for three types of diurnal changes in root pressure

1.3 根压的测定方法

参照 Yang 等 (2012) 和 Hao 等 (2013) 的方法, 用电子压力传感器 (PX26-100DV, Omega Engineering, Stamford, CT, USA) 连续监测根压的动态变化。测定前在实验室中对传感器进行校准, 并于天黑后到野外安装, 目的是减少白天蒸腾导致的负压对根压测定的影响。在靠近地面 20 cm 处用电钻打一个直径约 2 mm、深略低于植株直径二分之一的小孔, 将连有硅胶软管的探针插入孔中。插入探针时注意针孔是否被堵塞。在探针与植株接触处滴上胶水防止漏气。分别向连接探针和电子压力传感器的软管内注水, 然后用三通管将电子压力传感器和探针连接起来, 最后通电。用数据采集器 (CR3000, Campbell Scientific, Logan, UT, USA) 每 5 min 记录一次小孔处木质部压力的平均值。根据小孔距离地面的高度 (h), 利用重力对压强的影响 ($P=\rho gh$), 计算出实际根压值。

1.4 统计分析

通过计算旱季与雨季最大根压的变异系数分析系统发育对根压的影响。利用直线回归分析环境因子 (光合有效辐射、饱和蒸汽压差、降雨) 与根压的关系。

2 结果

2.1 根压的日变化

根压的日变化规律可以分为 3 类 (图 1)。第 I 类: 无论旱季还是雨季, 根压均表现出明显的日间波动, 在晚上和上午达到最大值, 中午和下午最低。具有第 I 类根压日变化规律的木质藤本有 4 种: 白花油麻藤、扁担藤、见血飞及毛乌敛莓 (图 1; 表 1)。第 II 类: 根压在旱季与雨季均没有明显的日间波动, 具有第 II 类根压日变化规律的木质藤本有 22 种, 占所研究的木质藤本种类的 69%。第 III 类: 根压在旱季和雨季只有一个季节具有明显的日间波动, 另一个季节则没有。属于该类型的木质藤本共有 6 种。其中薄叶羊蹄甲、多裂黄檀在旱季具有明显的日间波动, 但在雨季没有明显变化的日间波动。富宁崖爬藤旱季具有较明显的日间波动, 但雨季不同植株的日变化有较大差别, 有的有较明显的日间波动, 有的则没有明显的日间波动。猪腰豆、爬藤榕、翼核果则是旱季无明显的日间波动, 雨季有较明显的日间波动。

对仅测了一个季节根压的木质藤本, 按其单个季节的根压日变化规律进行归类。其中见血飞归为第 I 类 (图 1), 照夜白、粗毛刺果藤、粉

被金合欢、厚果崖豆藤、藤漆、小花使君子、清香藤、斜叶黄檀归为第 II 类。

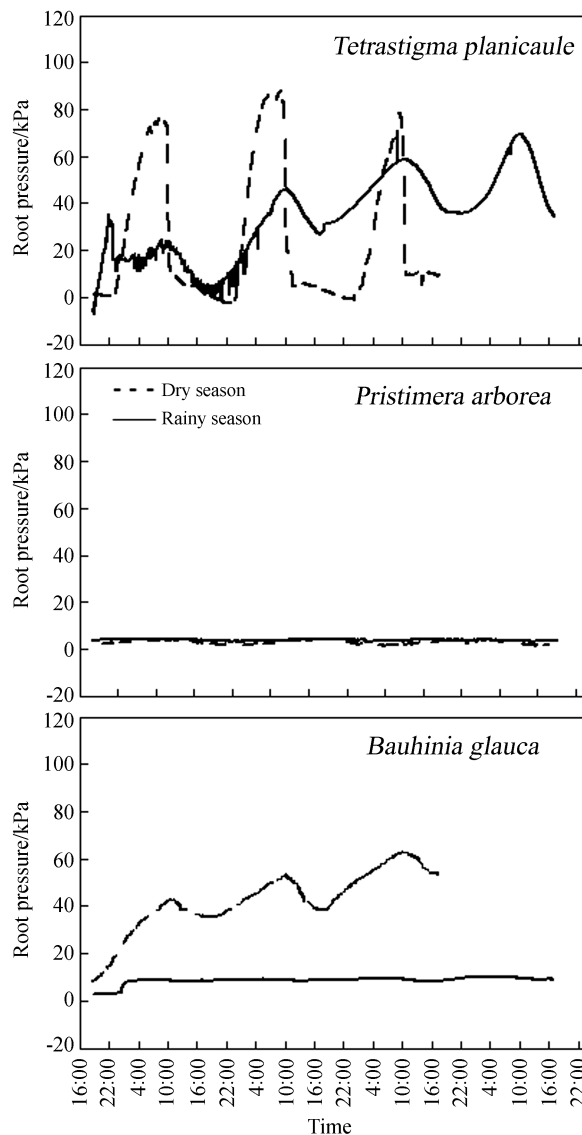


图 1 根压日变化的三种类型

Fig. 1 Three types of diurnal changes in root pressure

2.2 最大根压及其出现时间

从最大根压的数值范围 (图 2) 来看, 旱季有 8 种根压最大值 >20 kPa, 这些种包括白花油麻藤、扁担藤、毛乌敛莓、富宁崖爬藤、见血飞、多裂黄檀、薄叶羊蹄甲和买麻藤。雨季测定的 23 种木质藤本中, 有 8 种根压最大值 >20 kPa, 包括白花油麻藤、扁担藤、毛乌敛莓、富宁崖爬藤、翼核果、爬藤榕、猪腰豆和阔叶风车子。

从最大根压值出现的时间来看, 旱季测的 32 种木质藤本中, 有 17 种木质藤本在夜晚或上

午 (20:00 以后至次日中午 12:00 以前) 出现最大根压值, 14 种木质藤本在下午或傍晚 (12:00 以后至 20:00 以前) 出现最大根压值, 有 1 种 (猪腰豆) 最大根压值在白天均有出现; 雨季测的 23 种木质藤本中, 有 16 种木质藤本在夜晚或上午 (20:00 以后至次日中午 12:00 以前) 出现最大根压值, 6 种木质藤本在下午或傍晚 (12:00 以后至 20:00 以前) 出现最大根压值, 有 1 种 (多裂黄檀) 最大根压值出现时间随不同测定日期而不同。

2.3 根压的季节变化

总体上, 旱、雨季根压日变化类型大部分 (74%) 相同, 最大根压值出现时间旱、雨季也无太大差别。从最大根压值来看, 只有 12 种木质藤本旱季最大根压值大于雨季最大根压值, 8 种旱季最大根压值小于雨季最大根压值, 另有 2 种旱、雨季最大根压值没有显著差异 (图 2)。

有些木质藤本虽然根压值较小 (<15 kPa), 但能全天维持正压。这样的木质藤本占所研究木质藤本总数的比例在旱、雨季存在显著差异。旱

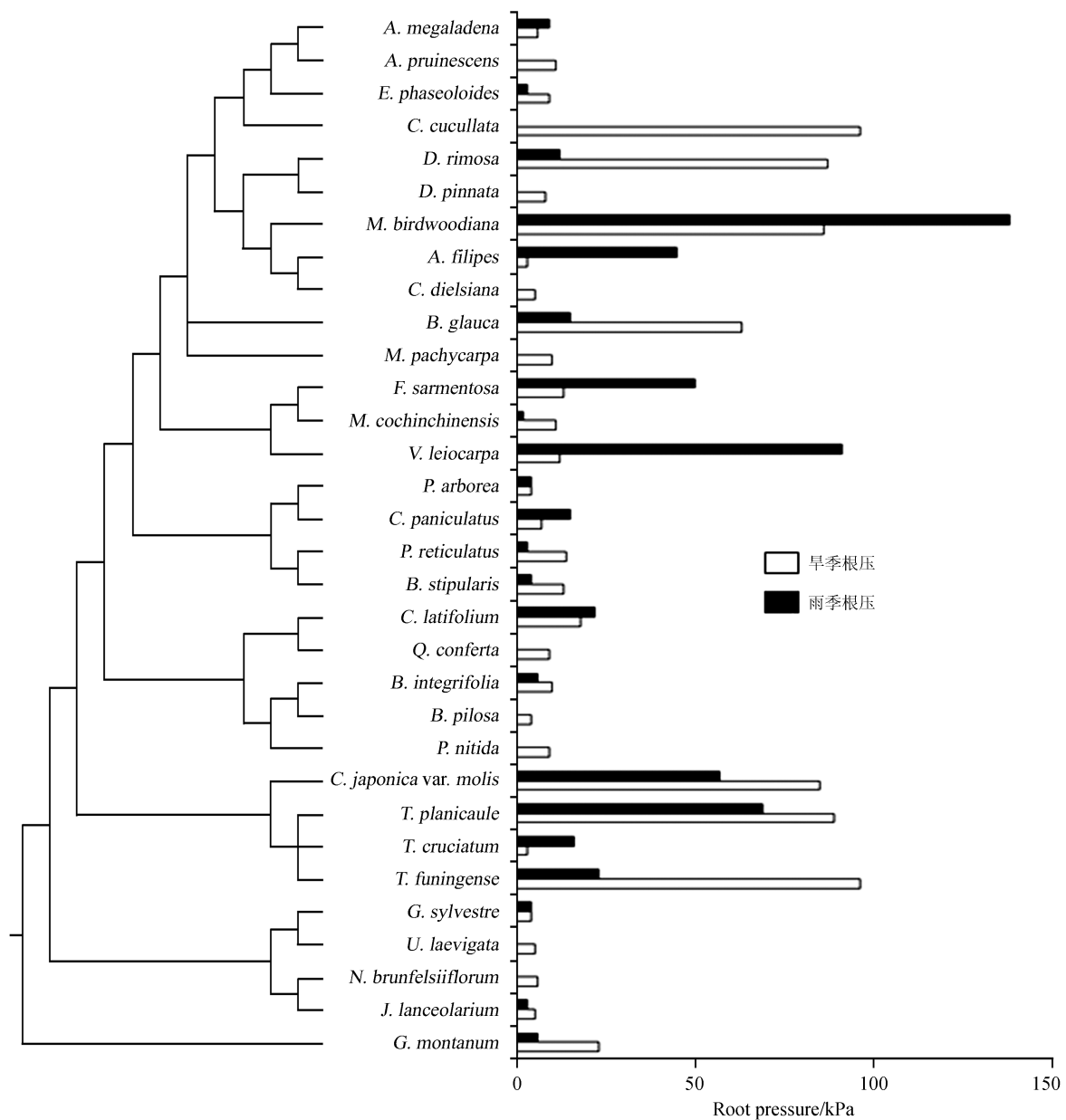


图 2 旱季与雨季 32 种木质藤本的最大根压值

Fig. 2 Maximum root pressure in 32 lianas studied in the dry and rainy seasons

季测定的32种木质藤本中,有23种具有这种规律的木质藤本,占旱季所研究木质藤本的近72%;而雨季测定的23种木质藤本中,仅4种全天维持正压,约占雨季所研究木质藤本的17%。

2.4 根压与系统发育、环境因子的关系

在所研究的木质藤本中,木质藤本的最大根压值种间变异很大,旱季最大根压的变异系数为128%,雨季最大根压的变异系数为133%,且豆科及葡萄科的木质藤本常具有较高根压。分析了白花油麻藤、薄叶羊蹄甲、扁担藤、富宁崖爬藤、见血飞、毛乌敛莓6种根压具有明显日间波动的木质藤本根压值与气象因子(饱和蒸汽压差、光合有效辐射、降水)之间的关系(图3)。

结果发现,降水对根压几乎没有影响。一天内降水较多时,根压会随之出现小的波动,但不影响根压的日变化规律;当降水较少时,根压基本不受降水的影响。当光合有效辐射开始升高时,根压开始下降,其开始下降的时间与光合有效辐射开始升高时间保持高度一致。

本研究还重点分析了上述6种木质藤本根压与饱和蒸汽压差的关系。结果发现,随着饱和蒸汽压差的增加,根压有降低的趋势,但这种负相关只在少数种中如白花油麻藤、富宁崖爬藤(旱季)和扁担藤(旱季)存在,表明木质藤本根压对饱和蒸汽压差的响应具有明显的种间差异。

3 讨论

3.1 西双版纳热带雨林木质藤本根压与美洲热带雨林的比较

Ewers等(1997)和Fisher等(1997)曾对美洲热带雨林木质藤本根压进行了全面普查。Ewers等(1997)测定的巴拿马29种双子叶藤本植物中只有五桠果科(Dilleniaceae)的三种木质藤本有根压。Fisher等(1997)测定的哥斯达黎加、墨西哥、美国佛罗里达109种藤本植物中有61种藤本植物具有根压。根据本研究结果,我们总结了西双版纳热带雨林木质藤本根压的主要特点:

(1)木质藤本根压可能比较普遍。如本研究测定的木质藤本都具有根压(图2),Fisher等(1997)研究的藤本植物56%的种类具有根压。葡萄科与豆科木质藤本产生根压的比例较高。

(2)木质藤本根压在高大藤本气穴化修复中的作用可能是有限的。本研究中木质藤本根压最大可达138 kPa(图2),这个压力可以把水柱提升14 m,但在热带雨林中,很多木质藤本的高度远远超过14 m。因此,根压不足以修复高大木质藤本特别是上部的气穴化导管。这并不意味着根压对木质藤本的干旱适应没有意义。幼苗阶段是植物生长、群落构建的关键阶段。木质藤本普遍存在的根压可能对幼苗整株气穴化导管的修复具有重要意义,但迄今未见相关报道与证据,需要深入研究。

3.2 木质藤本根压的日变化与季节变化

本研究中我们观测到3类木质藤本根压的日变化规律(图1)。Fisher等(1997)报道的葡萄科2种木质藤本也有类似规律。我们观测到的木质藤本多在白天达到最大值,这与de Swaef等(2013)用模型模拟的根压日变化规律非常吻合。我们的研究发现不同木质藤本根压对蒸腾作用的反应时间(如最大根压值出现的时间)不同,可能是因为不同的木质藤本高度不同。此外,我们在实验中发现,即使是同一株木质藤本(如猪腰豆、多裂黄檀),在不同时间其最大根压值出现的时间不一样,有时在白天,有时在晚上。这与Clearwater等(2007)在猕猴桃中的研究结果一致。

本研究的一个重要发现是在旱季有很大比例(72%)的木质藤本具有较低的根压,但能全天维持正压。这可能对木质藤本适应旱季水分胁迫有一定意义。木质藤本维持较小的正压,可能是因为木质藤本具有较强的气孔调节能力(Chen等,2015)。当蒸腾作用加剧时,木质藤本能够迅速关闭气孔。此外,旱季时西双版纳地区夜间及上午经常有雾,到中午时才逐渐散去,加上木质藤本的茎干很长,使得蒸腾作用产生的负压对根压的影响较小,所以木质藤本能够长时间或全天维持正的压力。正的根压对木质藤本修复气穴化的导管可能具有重要意义。当木质藤本顶部枝条的导管发生气穴化后,正的根压仍能让根部、茎基部保持正常的水分供应。因此,木质藤本在旱季全天维持较小正压可能是其适应旱季干旱胁迫的重要机制之一。

3.3 系统发育与环境因子对木质藤本根压的影响

Ewers等(1997)、Fisher等(1997)及本研

究发现, 最大根压的种间变异很大, 葡萄科、豆科中的木质藤本多具有根压 (图 2), 表明木质藤本的根压可能受系统发育的影响。

对环境因子的相关分析表明, 在三个重要环境因子 (降雨、光合有效辐射、饱和蒸汽压差) 中, 根压对光合有效辐射有较好的响应, 当光照开始升高时, 根压开始下降 (图 3)。这主要是蒸腾作用的负压导致了根压的降低, 说明环境对根压有一定影响。此外, 蒸腾拉力增加使得植物运输水分减少了对根压的依赖。多数情况下根压与降雨、饱和蒸汽压差的关系不显著。这些结果倾向于支持 Grossenbacher 等 (1939) 提出的根压是植物自身内在节律的假说。我们分析了六种木质藤本的最大根压值与饱和蒸汽压差的关系 (图 4), 发现随着饱和蒸汽压差的增加, 根压有降低的趋势, 但这种关系只在少数种中如白花油麻藤、富宁崖爬藤 (旱季) 和扁担藤 (旱季) 存在, 表明木质藤本对饱和蒸汽压差的响应具有种间差异。Cochard 等 (1994) 的研究发现, 降雨后一种藤竹的根压立即升高, 本研究没有发现类似现象 (图 3), 可能是

前者的根系较浅的缘故。总体来看, 木质藤本根压与环境因子关系还需要深入研究。探讨根压与植物糖浓度、离子浓度梯度间的关系可能有助于揭示根压产生的机制及气穴化导管的修复机制。

除了环境因子外, 木质藤本的根压可能更多受它们生理活动的影响, 表现为关键发育阶段常具有很高的根压。如 Sperry 等 (1987) 发现葡萄在展叶前的一个月根压处于较高水平, 最大可达 100 kPa。大的根压有助于维持高的导水率, 从而促进水分的传导。Tibbetts 和 Ewers (2000) 则发现温带木质藤本的根压最高可达 145 kPa, 且在早春时具有较大根压, 促进水分运输, 防止导管气穴化。Cobb 等 (2007) 报道的菝葜在萌芽前一天根压维持在很低水平, 没有明显的日间波动, 但萌芽后日间波动非常显著。由于根压有助于修复导管气穴化, 因此, 具有根压的植物可能对胁迫生境的适应能力更强, 如藤竹的根压使得它能在干旱生境中分布 (Cochard 等, 1994), 菝葜能在温带广泛分布可能与其较高的根压修复低温导致的气穴化有关 (Cobb 等, 2007)。

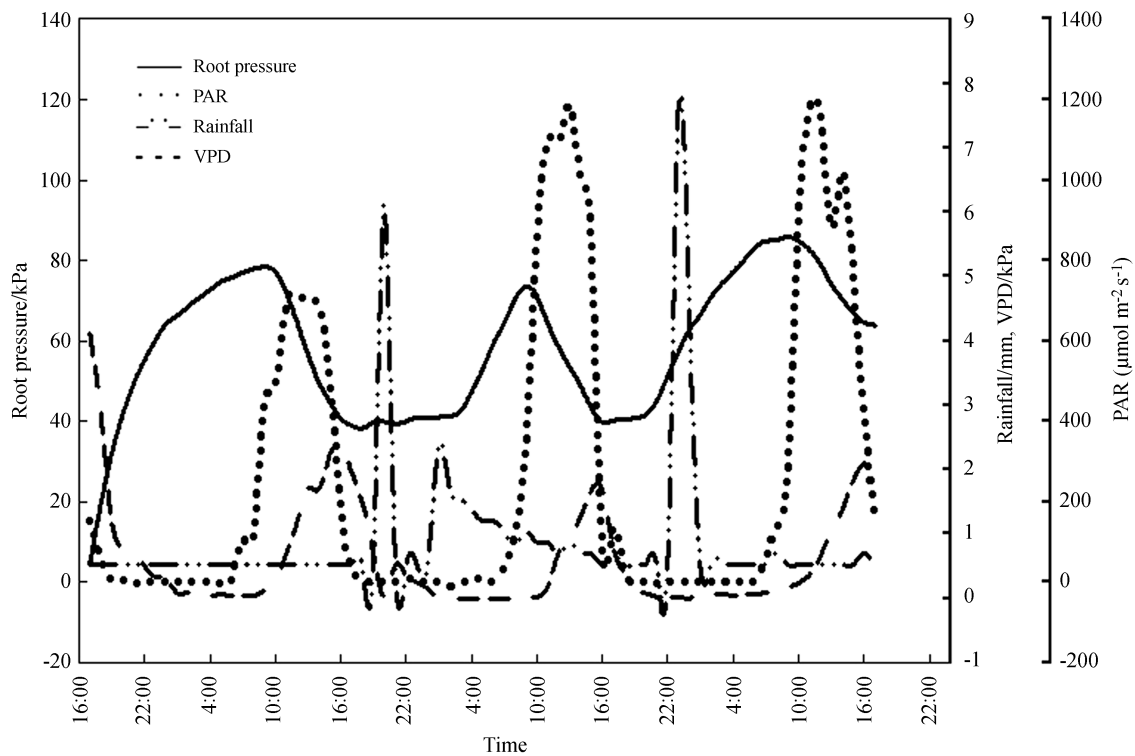


图 3 根压与气象因子 (光合有效辐射、饱和蒸汽压差、降水) 之间的关系 (以白花油麻藤为例)

Fig. 3 Relationships between root pressure and environmental factors (photosynthetically active radiation, PAR; vapor pressure deficit, VPD; and rainfall) (using *Mucuna birdwoodiana* as an example)

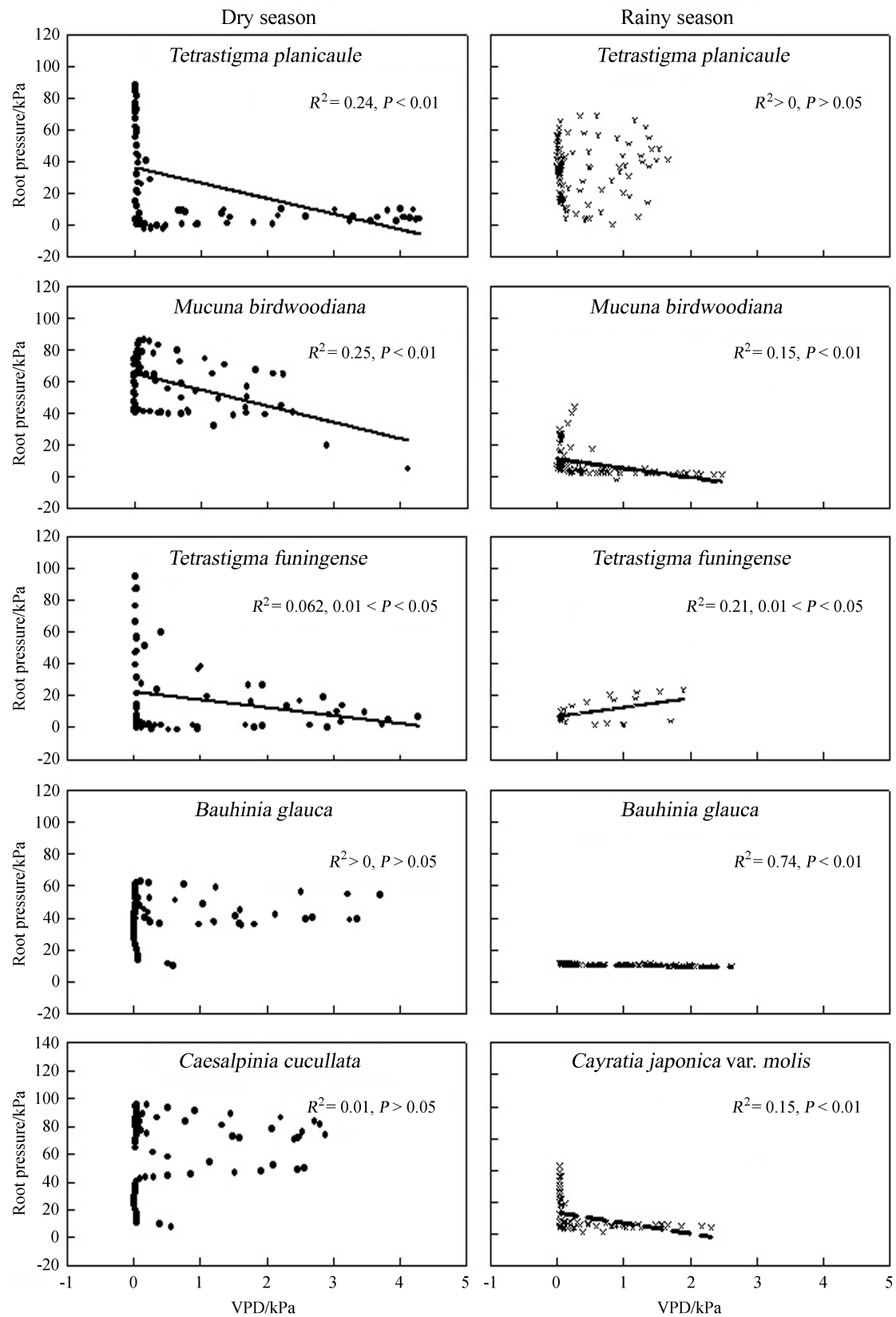


图4 六种木质藤本的根压与饱和蒸汽压差的关系

Fig. 4 Relationships between root pressure and vapor pressure deficit (VPD) in six lianas

致谢 感谢中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态系统研究站提供气象数据。

〔参 考 文 献〕

- Cao KF, Yang SJ, Zhang YJ *et al.*, 2012. The maximum height of grasses is determined by root [J]. *Ecology Letters*, **15**: 666—672
- Chen YJ, Cao KF, Schnitzer SA *et al.*, 2015. Water-use advantage for lianas over trees in tropical seasonal forests [J]. *New Phytologist*, **205**: 128—136
- Clearwater MJ, Blattmann P, Luo Z *et al.*, 2007. Control of scion vigour by kiwifruit rootstocks is correlated with spring root pressure phenology [J]. *Journal of Experimental Botany*, **58**: 1741—1751
- Cobb AR, Choat B, Holbrook NM, 2007. Dynamics of freeze-thaw embolism in *Smilax rotundifolia* (Smilacaceae) [J]. *American Journal of Botany*, **94**: 640—649
- Cochard H, Ewers FW, Tyree MT, 1994. Water relations of a tropical vine-like bamboo (*Rhipidocladum racemiflorum*): root pressures, vulnerability to cavitation and seasonal changes in embolism [J]. *Journal of Experimental Botany*, **45**: 1085—1089
- de Swaef T, Hanssens J, Cornelis A *et al.*, 2013. Non-destructive estimation of root pressure using sap flow, stem diameter measurements and mechanistic modeling [J]. *Annals of Botany*, **111**: 271—282
- Ewers FW, Cochard H, Tyree MT, 1997. A survey of root pressures in vines of a tropical lowland forest [J]. *Oecologia*, **110**: 191—196
- Fisher JB, Angeles G, Ewers FW *et al.*, 1997. Survey of root pressure in tropical vines and woody species [J]. *International Journal of Plant Sciences*, **158**: 44—50
- Gerwing JJ, Farias DL, 2000. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest [J]. *Journal of Tropical Ecology*, **16**: 327—335
- Grossenbacher KA, 1939. Autonomis cycle of rate of exudation of plants [J]. *American Journal of Botany*, **26**: 109—109
- Hao GY, Wheeler JK, Holbrook NM *et al.*, 2013. Investigating xylem embolism formation, refilling and water storage in tree trunks using frequency domain reflectometry [J]. *Journal of Experimental Botany*, **64**: 2321—2332
- McCully ME, Huang CX, Ling LEC, 1998. Daily embolism and refilling of xylem vessels in the roots of field-grown maize [J]. *New Phytologist*, **138**: 327—342
- Meinzer FC, Grant DA, Smit B, 1991. Root signals mediate coordination of stomatal and root hydraulic conductance in growing sugarcane [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, **18**: 329—338
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG *et al.*, 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities [J]. *Nature*, **403**: 853—858
- Putz FE, 1983. Liana biomass and leaf area of a “Tierra Firme” forest in the Rio Negro Basin, Venezuela [J]. *Biotropica*, **15**: 185—189
- Rosell JA, Olson ME, 2014. Do lianas really have wide vessels? Vessel diameter-stem length scaling in non-self-supporting plants [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **16**: 288—295
- Schnitzer SA, 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution [J]. *The American Naturalist*, **166**: 262—276
- Schnitzer SA, Bongers F, 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests; emerging patterns and putative mechanisms [J]. *Ecology Letters*, **14**: 397—406
- Schnitzer SA, van der Heijden G, Mascaro J *et al.*, 2014. Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest [J]. *Ecology*, **95**: 3008—3017
- Scholander PF, Heinmingsen H, Garey W, 1961. Cohesive lift of sap in the rattan vine [J]. *Science*, **134**: 1835—1838
- Scholander PF, Ruud R, Leivestad, 1957. The rise of sap in a tropical liana [J]. *Plant Physiology*, **32**: 1—6
- Slot M, Rey-Sánchez C, Gerber S *et al.*, 2014. Thermal acclimation of leaf respiration of tropical trees and lianas: response to experimental canopy warming, and consequences for tropical forest carbon balance [J]. *Global Change Biology*, **20**: 2915—2926
- Sperry JS, Holbrook NM, Zimmermann MH, 1987. Spring filling of xylem vessels in wild grapevine [J]. *Plant Physiology*, **83**: 414—417
- Stiller V, Lafitte HR, Sperry JS, 2003. Hydraulic properties of rice and the response of gas exchange to water stress [J]. *Plant Physiology*, **132**: 1698—1706
- Tibbetts TJ, Ewers FW, 2000. Root pressure and specific conductivity in temperate lianas: exotic *Celastrus orbiculatus* (Celastraceae) vs. native *Vitis riparia* (Vitaceae) [J]. *American Journal of Botany*, **87**: 1272—1278
- Wang FS (王福升), Tian XL (田新立), Ding YL (丁雨龙) *et al.*, 2011. Drought and cold resistance on bamboo evaluated by the root pressure [J]. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **47**: 176—181
- Wegner LH, 2014. Root pressure and beyond: energetically uphill water transport into xylem vessels? [J]. *Journal of Experimental Botany*, **65**: 381—393
- Yang SJ, Zhang YJ, Sun M *et al.*, 2012. Recovery of diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a subtropical woody bamboo species; embolism refilling by nocturnal root pressure [J]. *Tree Physiology*, **32**: 414—422
- Zhu H (朱华), 2011. Tropical monsoon forest in Yunnan with comparison to the tropical rain forest [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **35**: 463—470
- Zhu SD, Cao KF, 2009. Hydraulic properties and photosynthetic rates in co-occurring lianas and trees in a seasonal tropical rainforest in southwestern China [J]. *Plant Ecology*, **204**: 295—304